

УДК 591.69:591.5:597.552.3:597.552.5

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) — ПАРАЗИТА КОРЮШКИ
И СИГОВЫХ РЫБ**

© Л. В. Аникиева,* Е. П. Иешко, Н. В. Ильмаст

Институт биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН)
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910
* E-mail: anikieva@krc.karelia.ru
Поступила 06.01.2016

Изучена пространственная организация, сезонные аспекты распределения численности и размерной структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800), поддерживаемой трофическими связями специализированных планктофагов — ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* Онежского озера. Выявлены различия в распределении численности цестоды в популяции хозяев, размерно-возрастной структуре и соотношении пререпродуктивной и репродуктивной стадий в гостальных группировках паразита. Показано, что формирование пространственной структуры *P. longicollis* определяется особенностями популяций ряпушки и корюшки в Онежском озере, для которых характерно частичное перекрываение экологических ниш и отличия в использовании пищевых ресурсов, что определяет динамику заражения исследуемых рыб.

Ключевые слова: *Osmerus eperlanus*, *Coregonus albula*, *Proteocephalus longicollis*, экология.

Распределение паразитов в популяции хозяев имеет агрегированный характер, который выражается в том, что лишь единичные особи рыб заражены большим количеством паразитов, а остальные имеют низкую интенсивность заражения, либо свободны от паразитов. Исключений из этого правила практически нет. Это позволило Крофтону (Crofton, 1971) показать, что негативное биномиальное распределение (НБР) хорошо моделирует распределение численности паразитов и является характерной чертой паразитизма. Это положение получило развитие во многих работах, в том числе и в наших исследованиях, основанных на наблюдениях за природными популяциями паразитов (Павлов, Иешко, 1986; Иешко и др., 2008, 2009а, б, 2010).

Различные видовые и экологические группировки хозяев в силу особенностей питания, поведения и биотопической приуроченности определяют встречаемость паразитов и особенности распределения их численности.

Работы подобного плана немногочисленны, а вопросы внутрипопуляционной дифференциации паразитов и в частности гостальной специфичности изучены недостаточно (Иешко, Аникиева, 1980; Иешко, Голицына, 1984; Фортунато, 1987; Иешко, 1988; Ринчино, 1990; Гиченок, 1995; Hanelova et al., 1995, 2015).

Цестоды как паразиты со сложным циклом развития являются удобной моделью исследования закономерностей формирования и устойчивости пространственной организации популяций паразитов. Цестода *Proteocephalus longicollis* — паразит широкого круга хозяев. Типичные хозяева — сиговые — планктофаги сем. Coregonidae (Фрезе, 1965). Жизненный цикл *P. longicollis* проходит с участием одного промежуточного хозяина — веслоногих ракообразных. Сезонная динамика зараженности рыб *P. longicollis* изучена у крупной формы ряпушки, обитающей в малых водоемах Вохтозерско-Вендюрской группы озер (Аникиева и др., 1983). В последние годы установлено, что паразит встречается у европейской корюшки *Osmerus eperlanus* Linnaeus (Willemse, 1969; Аникиева, 1998). Сведения о биологии и особенностях развития *P. longicollis* в корюшке крайне ограничены (Аникиева, Иешко, 2010).

Целью настоящей работы явилось изучение и сравнительный анализ сезонной динамики численности и агрегированности распределения цестоды *P. longicollis* в популяциях ряпушки и корюшки, а также роли исследованных видов хозяев в формировании пространственной структуры популяции гельминта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы цестод из ряпушки и корюшки северо-восточной части Онежского озера (Кузарандское Онего). Методом неполного паразитологического вскрытия в октябре 2012 г. было исследовано 95 экз. ряпушки и 50 экз. корюшки, в 2013 г. — в мае 81 экз. ряпушки, в июне 15 экз. ряпушки и 47 экз. корюшки (10 июня и 24 июня), в сентябре — 15 экз. ряпушки и 15 экз. корюшки. Сбор и обработка паразитологического материала проводились стандартными методами (Быховская-Павловская, 1985). Определяли показатели встречаемости *P. longicollis*: экстенсивность инвазии (Э), интенсивность инвазии и индекс обилия (ИО). В возрастной структуре паразита выделяли 4 стадии: плероцеркoidы, недавно попавшие в рыбу; молодые неполовозрелые особи; половозрелые со сформированными репродуктивными органами и половозрелые с яйцами в матке. Первые две стадии относились к пререпродуктивной группировке паразита, третья и четвертая — репродуктивной (взрослой). Взрослых гельминтов измеряли после их расслабления в воде.

Статистический анализ зараженности и распределения численности паразитов выполнялся с использованием программы PAST.3 (Hammer et al., 2001) и программы Quantitative Parasitology (Rozsa et al., 2000). Степень агрегированности цестод в популяции хозяев оценивалась с использованием параметра k НБР, а также по отношению дисперсии D к средней численности M.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зараженность ряпушки в течение всего периода исследования была относительно высокой. Встречаемость цестод у корюшки имела максимальные значения в начале июня, а осенью из 50 исследованных рыб было заражено только 7. Распределение численности цестод в популяциях ряпушки и корюшки моделировалось негативно-биномиальным распределением (НБР). Исключение составили данные по зараженности корюшки осенью, когда распределение цестод согласовалось с распределением Гамма, которое также относится к агрегированному типу распределения (см. таблицу).

Характер агрегированности цестод в разных видах хозяев и в разные сезоны года имел выраженную динамику. Весной распределение цестод в ряпушке достоверно отличалось от распределения паразитов в корюшке (тест Колмогорова-Смирнова $DN = 0.78$ при $p < 0.05$, уровень достоверности 95 %). Сходный тип распределения цестод в обоих видах хозяев отмечен летом (по тесту Колмогорова—Смирнова достоверных различий не обнаружено $DN = 0.4$ при $p > 0.05$, уровень достоверности 95 %). Осенью же распределение паразитов в ряпушке и корюшке вновь достоверно различалось ($DN = 0.86$ при $p < 0.05$, уровень достоверности 95 %).

Отношение статистических параметров средней численности цестод (M) и ее дисперсии (D), характеризующих агрегированность распределения паразитов, в разных видах хозяев было различным (рис. 1). Для выборки цестод из корюшки уравнение регрессии имело вид $D = 2.27 M^{1.096}$ при

Показатели встречаемости *Proteocephalus longicollis* в разных видах хозяев

Prevalence of *Proteocephalus longicollis* in different hosts

Показатели	Ряпушка			Корюшка		
	28 мая	10 июня	12 сентября	10 июня	24 июня	12 сентября
Исследовано рыб, экз.	23	15	15	30	15	50
Заражено, экз.	13	13	11	28	9	7
Зараженность, %	56.5	86.7	73.3	93.3	60	14
Средняя интенсивность заражения, экз./на рыбу (M)	1.57	4.93	3.47	6.6	2.4	0.26
Дисперсия (D)	4.62	35.07	10.27	18.11	5.83	0.52
Агрегированность D/M	2.94	7.11	2.96	2.74	2.43	2.00
Число степеней свободы	3	6	5	10	4	—*
χ^2	3.89	6.99	8.22	7.38	4.98	—
Оценка параметра НБР, k	0.79	0.97	1.24	3.18	0.91	—

Примечание. * — параметр k не рассчитывался, распределение численности моделировалось Гамма законом.

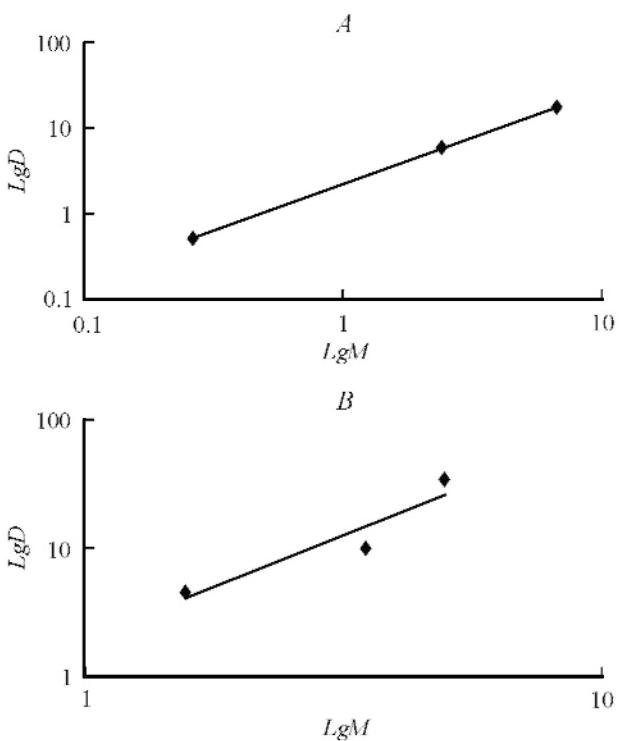


Рис. 1. Отношение Lg дисперсии к Lg средней численности цестоды *Proteocephalus longicollis*, паразитирующей у корюшки (A) и у ряпушки (B).
Прямая линия — модель степенного уравнения регрессии; для корюшки $D = 2.3 M^{1.1}$, $R^2 = 0.99$, для ряпушки $D = 1.97 M^{1.6}$, $R^2 = 0.89$.

Fig. 1. Relation Lg variance to Lg average density of *Proteocephalus longicollis* from smelt (A) and vendace (B).

коэффициенте детерминации $R^2 = 0.999$, а для выборки цестод из ряпушки — $D = 1.972M^{1.636}$ при $R^2 = 0.888$.

Возрастная структура гельминта в ряпушке в течение всего периода наблюдений представлена особями на разных стадиях развития. Численность плероцеркоидов увеличивалась в течение осенних и зимних месяцев, была максимальной в мае и снижалась в июне. Наличие половозрелых особей свидетельствует о возможности полицикличного развития гельминта в условиях Онежского озера (рис. 2). В корюшке в осенние месяцы встречались только неполовозрелые особи (плероцеркоиды, недавно попавшие в рыбу, и молодые гельминты). В начале июня присутствовали цестоды на 3 стадиях развития: плероцеркоиды, молодые неполовозрелые и половозрелые особи. Плероцеркоиды и молодые неполовозрелые особи преобладали, половозрелые особи были малочисленны и составляли 14 % от общей численности. Через 2 недели (в конце июня) в выборке встречались все стадии развития гельминта. Половозрелые особи составляли основу численности. Зрелые особи с яйцами были единичны. Плероцеркоиды и неполовозрелые особи малочисленны (рис. 3).

Далее нами было проведено сопоставление выборок из ряпушки и корюшки, собранных одновременно 10.06.2013 г. Ранжирование частот

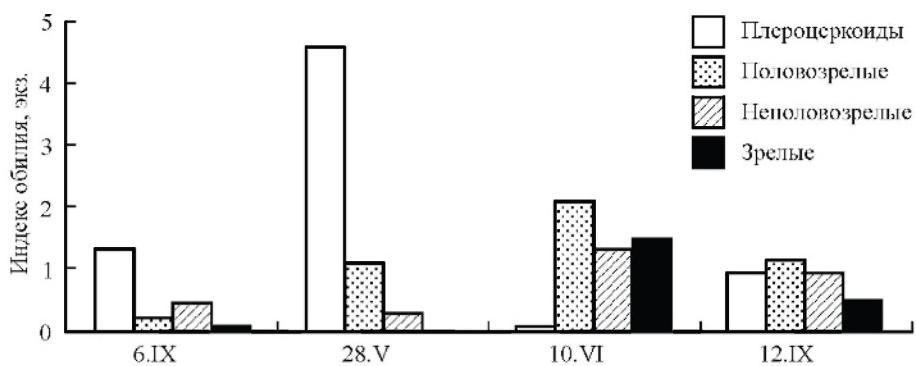


Рис. 2. Сезонная динамика возрастной структуры *Proteocephalus longicollis* в ряпушке.

Fig. 2. Seasonal dynamics of age structure of *Proteocephalus longicollis* in vendace.

встречаемости особей в вариационных рядах показало, что выборки гельминта из разных видов хозяев различались характером частотного распределения и модальными классами. В выборке из ряпушки доминировал один частотный класс с интенсивностью 1—4 особи гельминта (70 % численности). Все другие частотные классы были малочисленны. Распределение гельминтов в выборке из корюшки было более выровненным и растянутым (рис. 4).

Выборки гельминта из разных видов хозяев различались также соотношением пререпродуктивной и репродуктивной группировок. В выборке из корюшки преобладали неполовозрелые особи. Половозрелые гельминты встречались значительно реже, а их индекс обилия был ниже, чем индекс обилия неполовозрелых особей. По всей видимости, для популяции корюшки отмечается высокая смертность цестод. В силу этих причин уравнение регрессии, характеризующее отношение дисперсии D к средней численности M цестод, в популяции корюшки имело низкие значения параметра b (рис. 1). Для популяции гельминтов из ряпушки соотношение возрастных группировок было иным: половозрелые особи встречались чаще, чем неполовозрелые, а индекс обилия пререпродуктивной и репро-

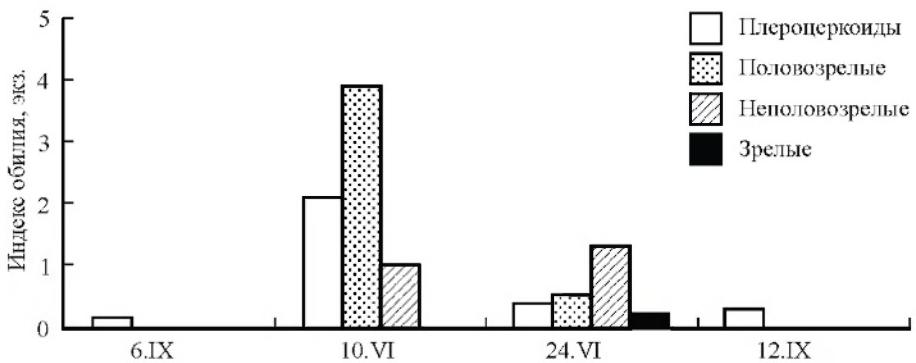


Рис. 3. Сезонная динамика возрастной структуры *Proteocephalus longicollis* в корюшке.

Fig. 3. Seasonal dynamics of age structure of *Proteocephalus longicollis* in smelt.

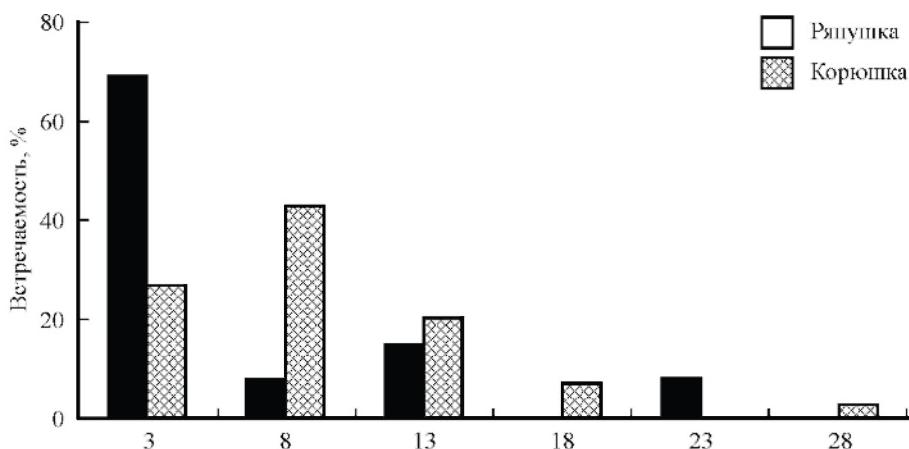


Рис. 4. Частотное распределение численности *Proteocephalus longicollis* в разных видах хозяев (10.06.2013).

Fig. 4. Frequency distribution of number of *Proteocephalus longicollis* in different hosts (10.06.2013).

дуктивной группировок был сходным. Степенная модель уравнения регрессии отношения D/M цестод в популяции ряпушки имела более высокие значения параметра *b* (рис. 1).

Размерная структура половозрелых цестод из ряпушки и корюшки достоверно различалась (тест Колмогорова—Смирнова $DN = 0.42$ при $p < 0.05$ и уровне значимости 95 %). По средним значениям длина цестод из ряпушки (1.29 ± 0.16 см) и корюшки (0.98 ± 0.06 см) была сходна. Различия обнаружены в характере частотного распределения длины половозрелых особей (рис. 5).

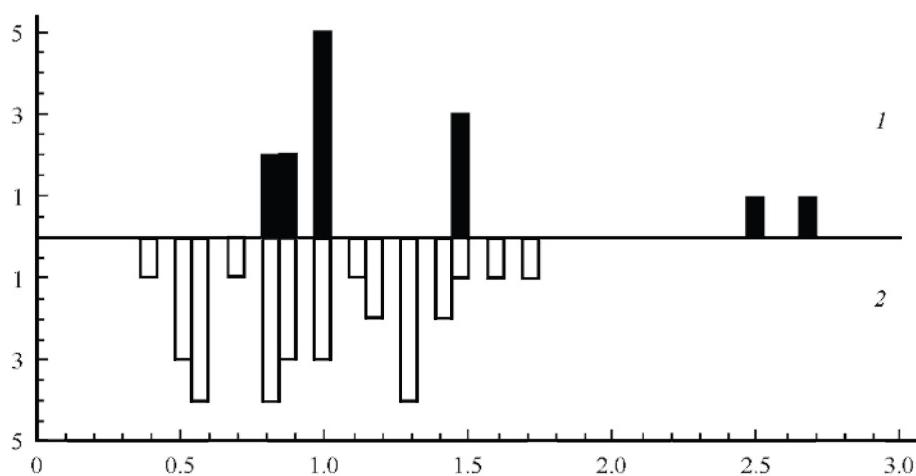


Рис. 5. Частотное распределение размеров половозрелых цестод *Proteocephalus longicollis*.
1 — ряпушка, 2 — корюшка.

Fig. 5. Frequency distribution of the sizes of mature *Proteocephalus longicollis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и размерно-возрастная структура — основные характеристики популяции. Фундаментальный аспект, определяющий особенности популяционных отношений паразит—хозяин, связан с распределением паразитов в популяции хозяина. В большинстве работ для характеристики агрегированности используется один из параметров НБР — k , малые значения которого указывают на высокую агрегированность численности паразитов. Неоднородность особей хозяев по восприимчивости к заражению считается главным фактором формирования агрегированности, причем свойства самих паразитов частично отвечают за изменчивость уровней агрегированности, наблюдавшихся у разных видов. Показано (Gourbière et al., 2015), что параметр k НБР может служить в качестве простого индекса агрегированности: при k , стремящемся к нулю, агрегированность увеличивается, но при значениях более 8 распределение становится случайным (Пуассона). Использование k в качестве меры агрегированности считается важнейшим показателем оценки отношений в паразито-хозяйственных системах (Anderson, Gordon, 1982; Adler, Krebschmar, 1992; Shaw, Dobson, 1995; Shaw et al., 1998).

Другой показатель — это значения, получаемые в результате деления дисперсии на среднюю численность паразитов (D/M). Исследованиями показано, что факторы, которые формируют агрегированное распределение паразитов в популяции хозяев, можно отнести к двум типам: а) условия, при которых происходит расселение паразитов в популяции хозяев, общее количество встреч паразита и хозяина; б) количество прижившихся паразитов, определяющее успешность заражения хозяина (Shaw, Dobson, 1995; Morand, Krasnov, 2008; Gaba, Gourbière, 2008; Gourbière et al., 2015). Действие и взаимодействие этих факторов, которые, согласно Комбу (Combes, 2005), определяются как встречи (паразиты) и успех (хозяин), формируют агрегированное распределение паразитов в популяции хозяина. При этом одни исследователи считают, что агрегированность паразитов может возникать в силу различий в дозе и продолжительности заражения хозяев паразитами (Keymer, Anderson, 1979; Janovy, Kutish, 1988; Leung, 1998; Hansen et al., 2004). Другие связывают возникновение агрегированности паразитов главным образом с гетерогенностью устойчивости хозяев к заражению (Poulin et al., 1991; Lysne, Skorping, 2002; Galvani, 2003). Существуют экспериментальные данные, показывающие более значимую роль в формировании агрегированности различий в дозе и продолжительности заражения хозяев паразитами (число встреч паразита и хозяина) по сравнению с факторами (успех выживания), определяющими гетерогенность восприимчивости хозяев к заражению (Karvonen et al., 2004; Bandilla et al., 2005). С другой стороны, имеются сведения о том, что высокая агрегированность паразитов рыб отмечается для видов, заражение которыми связано с питанием, по сравнению с теми, которые заражают хозяина другим путем (Lester, 2012).

Для изучения популяционной биологии цестоды *P. longicollis* в ряпушке и корюшке нами привлечены оба статистических показателя агрегированности: k и D/M . Полученные результаты позволили выявить различия в распределении численности цестоды в популяции хозяев, размерно-возра-

стной структуре и соотношении пререиородуктивной и репродуктивной стадий в гостальных группировках паразита. Динамика возрастной структуры указывает на более высокую выживаемость червей в ряпушке, чем в корюшке.

Специфика гостальных группировок *P. longicollis* в значительной степени определяется экологическими особенностями хозяев, обитающих в условиях крупного олиготрофного водоема, каким является Онежское озеро. По основным зонам обитания рыбы в Онежском озере подразделяются на 5 экологических комплексов (Гуляева, Покровский, 1984): 1) верхней пелагиали; 2) нижней пелагиали; 3) бентали больших глубин; 4) придонных районов основных плесов и больших заливов; 5) мелководных, более или менее изолированных и эвтрофированных заливов и губ. Эти экологические комплексы различаются видовым составом рыб. К верхней пелагиали относится верхний слой толщи воды в открытых участках озера мощностью 10—15 м. Поверхностные слои этой зоны наиболее богаты планктоном. По данным Урбан (1968), кормовой для рыб зоопланктон концентрируется преимущественно в слое 0—5 и 0—10 м и особенно большом количестве в слое 0—2 м, где находится около 50 % общей численности раков на 1 м² дна. При этом в верхних слоях воды концентрируются ценные кормовые раки — ветвистоусые. Для комплекса верхней пелагиали характерно широкое распространение основного планктофага Онежского озера — ряпушки, которая составляет основу рыбного промысла в этом водоеме. В зоне верхней пелагиали находятся основные места нагула и взрослой ряпушки и ее молоди, начиная с личинок. В нижней пелагиали, где сохраняется более низкая температура, широко распространена корюшка. Она в течение всего летнего периода придерживается сравнительно холодных слоев, где и происходит ее нагул.

Ряпушка и корюшка Онежского озера характеризуются довольно широким спектром питания. Наиболее частыми формами в пище ряпушки являются ветвистоусые раки родов *Bosmina*, *Daphnia*, *Leptodora*, в пище корюшки обычны *Eudiaptomus*, *Limnosida*, *Limnocalanus*, *Bosmina*, *Cyclops*, *Mysis*. Отмечается сезонная смена состава пищи. Так, ряпушка в летнее время питается *Cladocera*, *Copepoda*, *Chironomidae*, а осенью *Copepoda* и *Cladocera*. Корюшка летом потребляет в основном *Cladocera*, *Copepoda*, *Mysidae*. При сравнении видового состава зоопланктона с составом пищи рыб оказывается, что характер питания полностью отражает уровень развития зоопланктона. Отмеченная степень сходства в составе пищи ряпушки и корюшки в летне-осенние месяцы свидетельствует об отсутствии сильной пищевой конкуренции между этими видами, тем более что в период нагула зоны их обитания совпадают лишь частично, поскольку корюшка придерживается более глубоких слоев, чем ряпушка (Мальцева, 1983; Николаев, 1983).

Существование популяций корюшки и ряпушки в одном водоеме при значительном сходстве их экологии (оба вида планктофаги с коротким жизненным циклом и ранней половозрелостью, требовательны к повышенному содержанию кислорода в воде и др.) неизбежно должно вызывать конкурентные отношения между ними за пищу. Однако имеющиеся различия в экологии обоих видов позволяют им использовать в пищу разные экологические комплексы планктона. Конкуренция за пищу между

популяциями ряпушки и корюшки в значительной степени также сглаживается за счет разнофазной направленности колебаний их численности, которая зависит от внешних (гидрологических и др.) условий, создающих благоприятные условия для развития одного из экологических комплексов зоопланктона. Тип сосуществования популяций ряпушки и корюшки в Онежском озере и других больших озерах Северо-Запада представляет собой систему сбалансированного конкурентного сосуществования видов с частичным перекрыванием экологических ниш и распределением пищевых ресурсов между ними в соответствии с основной экологической структурой сообщества зоопланктона (Николаев, 1983).

Паразитарная система *Proteocephalus longicollis* в Онежском озере формируется популяциями промежуточных хозяев и двух видов окончательных хозяев — ряпушкой и корюшкой. Как показано (Anderson, Gordon, 1982; Павлов, Иешко, 1986; Иешко, Павлов, 2011), в условиях, когда хозяин имеет высокую устойчивость к заражению паразитами, распределение численности будет моделироваться НБ законом. В этих условиях график отношения $\log D$ к $\log M$ будет достоверно моделироваться уравнением степенной регрессии, где показатель степени b , определяющий угол наклона прямой, имеет значения близкие к 2 (Anderson, Gordon, 1982). При высокой смертности паразитов угол наклона уравнения регрессии приближается к единице, как показано для субпопуляционной группировки паразита, обитающей в корюшке (рис. 1, $b = 1.1$), а при низких показателях смертности и высокой выживаемости цестод, угол наклона больше; так, для популяции ряпушки он составил $b = 1.6$ (рис. 1). Установленные различия в показателях численности свидетельствуют о более напряженных отношениях между *P. longicollis* и корюшкой, чем между *P. longicollis* и ряпушкой.

В целом полученные нами результаты показывают, что статистические показатели агрегированности (k и D/M) являются важными параметрами, характеризующими популяционные аспекты паразито-хозяинных отношений, пространственную организацию паразитарной системы, динамику и характер распределения численности паразитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программ ОБН и президиума РАН, федерального бюджета на выполнение государственного задания (темы № 0221-2014-0004; № 0221-2014-0005).

Список литературы

- Аникиева Л. В. 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus*. Паразитология. 32 (2): 134—140.
Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2010. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae). Паразитология. 44 (3): 217—225.
Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 168 с.

- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121с.
- Гиженок Л. А. 1995. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (*Acanthocephala*) из двух видов беломорских рыб. Зоол. журн. 74 (8): 15—26.
- Гуляева А. М., Покровский В. В. 1984. Современный состав ихтиофауны и промысловые уловы рыбы в Онежском озере. В кн.: Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его продуктивности. Л.: ГосНИОРХ НПО «Промрыбвод». 216: 4—10.
- Иешко Е. П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб. Паразитология. 14 (5): 422—426.
- Иешко Е. П., Голицына Н. Б. 1984. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* паразита окуня *Perca fluviatilis* L. Паразитология. 18 (5): 374—382.
- Иешко Е. П., Павлов Ю. Л. 2011. Введение в количественную паразитологию. В кн.: Краткий спецкурс по нематологии. Учебно-методическое пособие для аспирантов, студентов высших учебных заведений биологического профиля. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 70—82.
- Иешко Е. П., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. 2008. Особенности распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky, 1906) в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) Карелии. Тр. КарНЦ РАН. 13: 57—64.
- Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. 2009а. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та РАН. 313 (3): 319—328.
- Иешко Е. П., Ларсон Б. М., Павлов Ю. Л., Барская Ю. Ю., Лебедева Д. И., Новохацкая О. В. 2009б. Популяционная динамика численности глохиидий пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L., паразитирующих на молоди лососевых рыб северных водоемов. Изв. РАН. Сер. биол. 6: 1—6.
- Иешко Е. П., Лебедева Д. И., Барская Ю. Ю., Шульман Б. С., Щуров И. Л., Широков В. А. 2010. Особенности заражения молоди атлантического лосося при совместном паразитировании глохидиев европейской жемчужницы и моногеней *Gyrodactylus salaris* Malmberg. Тр. КарНЦ РАН. Сер. биогеогр. 10: 113—120.
- Мальцева В. В. 1983. Питание ряпушки и корюшки северо-восточной части Онежского озера. В кн.: Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Л.: ГосНИОРХ НПО «Промрыбвод». 205: 79—91.
- Николаев И. И. 1983. Экологическая гетерогенность зоопланктона Онежского озера и ее значение в динамике численности основных планктофагов этого водоема — ряпушки и корюшки. В кн.: Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Л.: ГосНИОРХ НПО «Промрыбвод». 205: 67—79.
- Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. 1986. Модель распределения численности паразитов. Докл. АН СССР. 289: 746—748.
- Ринчиной В. Л. 1990. Гостальная изменчивость и репродуктивные особенности *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) из рыб оз. Байкал. В кн.: Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. 49—55.
- Урбан В. В. 1968. Кормовые ресурсы планктона Онежского озера. Тр. Карельского отделения ГосНИОРХ. 4 (3): 23—31.
- Фортунато М. Э. 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 161: 51—62.
- Фрезе В. И. 1965. Протеоцефалиты — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука. 538 с.
- Adler F. R., Kretzschmar M. 1992. Aggregation and stability in parasite-host models. Parasitology. 104: 199—205.

- Anderson R. M., Gordon D. M. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*. 85: 373—398.
- Bandilla M., Hakalahti T., Hudson P. J., Valtonen E. T. 2005. Aggregation of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a consequence of host susceptibility or exposure? *Parasitology*. 130: 169—176.
- Combes C. 2005. The art of being a parasite. Chicago, University of Chicago Press. 280 p.
- Crofton H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*. 62: 179—193.
- Gaba S., Gourbière S. 2008. To delay once or twice: the effect of hypobiosis and freeliving stage arrestment on the stability of host-parasite interactions. *Journal of the Royal Society Interface*. 5 (25): 919—928.
- Galvani A. P. 2003. Immunity, antigenic heterogeneity, and aggregation of helminth parasites. *Journal of Parasitology*. 89: 232—241.
- Gourbière S., Morand S., Waxman D. 2015. Fundamental Factors Determining the Nature of Parasite Aggregation in Hosts. *PLoS One*. 10(2), e0116893. doi:10.1371/journal.pone.0116893.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, http://paleo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C., Thulke H.-H. 2004. Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis*. *International Journal for Parasitology*. 34: 37—44.
- Hanzelova V., Oros M., Barcak D., Miklisova D., Kirin D., Scholz T. 2015. Morphological polymorphism in tapeworms: redescription of *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) (Cestoda: Caryophyllidea) and characterisation of its morphotypes from different fish hosts. *Systematic Parasitology*. 90: 177—190.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H.-P. 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguis* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): morphology, isoenzymes, and karyotype. *Canadian Journal of Zoology*. 73: 1191—1198.
- Janovy J. Jr., Kutish G. W. 1988. A model of encounters between host and parasite populations. *Journal of Theoretical Biology*. 134: 391—401.
- Karvonen A., Hudson P. J., Seppälä O., Valtonen E. T. 2004. Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation. *Parasitology Research*. 92: 183—188.
- Keymer A. E., Anderson R. M. 1979. The dynamics of infection of *Tribolium confusum* by *Hymenolepis diminuta*: the influence of infective-stage density and spatial distribution. *Parasitology*. 79: 195—207.
- Lester R. J. G. 2012. Overdispersion in marine fish parasites. *Journal of Parasitology*. 98: 718—721.
- Leung B. 1998. Aggregated parasite distributions on hosts in a homogeneous environment: examining the Poisson null model. *International Journal for Parasitology*. 28: 1709—1712.
- Morand S., Krasnov B. R. 2008. Why apply ecological laws to epidemiology? *Trends in Parasitology*. 24: 304—309.
- Poulin R. 2007. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*. 134: 763—776.
- Poulin R. 2013. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology*. 140: 541—546.
- Poulin R., Rau M. E., Curtis M. A. 1991. Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. *Animal Behaviour*. 41: 467—476.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol*. 86: 228—232.
- Shaw D. J., Grenfell B. T., Dobson A. P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology*. 117: 597—610.

- Shaw D. J., Dobson A. P. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology*. 111: 111—133.
Willemse J. J. 1969. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. *Journal of Helminthology*. 42: 395—410.

NUMBER DISTRIBUTION AND POPULATION STRUCTURE
OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER, 1800) (CESTODA:
PROTEOCEPHALIDEA), A PARASITE OF SMELT AND COREGONIDS

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko, N. V. Ilmast

Key words: Fish, smelt *Osmerus eperlanus*, vendace *Coregonus albula*, parasite *Proteocephalus longicollis*, population ecology

SUMMARY

The spatial structure and seasonal aspects in the number distribution of the cestode *Proteocephalus longicollis* population, maintained by trophic connections of specialized plankton-feeders (the vendace *Coregonus albula* L. and the smelt *Osmerus eperlanus* L.) in the Lake Onego were studied. Differences in the distribution of number of cestode population in host population, size-age structure, and pre-reproductive/reproductive stages ratio of the studied parasites were revealed. It was demonstrated that the spatial structure of *P. longicollis* was shaped by the specific characteristics of vendace and smelt populations in the Lake Onego. These species possess partially overlapping ecological niches and differences in the use of food resources, significantly determining the infection dynamics of the examined fish species.
